ADANSONIA, ser. 2, 9 (2) 1969.

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DES PODOSTÉMACÉES DE GUYANE

par R. SCHNELL

Professeur — Laboratoire de Botanique tropicale
Cité du Cardinal-Lemoine, PARIS-V^e.

RÉSUMÉ : Liste de Podostémacées récoltées en Guyane. Remarques sur les caractères différentiels des taxons, et sur la variabilité morphologique des espèces. Remarques sur l'écologie et la biogéographie.

SUMMARY : List of *Podostemaceæ* collected in Guyana. Remarks on the differential characters of the species and on the intraspecific variability. Ecological and biogeographical remarks.

INTRODUCTION

Les Podostémacées[1] de Guyane ont fait, depuis le XVIIIe siècle, l'objet de nombreuses récoltes. Parmi les collecteurs peuvent être mentionnés : AUBLET, LEPRIEUR, PERROTTET, RICHARD, POITEAU, SCHOMBURGK, VON LUTZELBURG, JENMANN, VERSTEEG, ROMBOUTS, WENT, N. BECCARI, LANJOUW, B. MAGUIRE, A. M. W. MENNEGA, P. A. FLORSCHÜTZ, P. J. MAAS, F. HALLÉ, etc...

Depuis la description du genre *Mourera* par AUBLET, en 1775, plusieurs travaux d'ensemble ont tenté une synthèse sur les Podostémacées de Guyane. Citons l'Énumération de PULLE (1906), et la Flore de Guyane Française de LEMÉE, où 19 espèces sont mentionnées pour l'ensemble des Guyanes. La révision des Podostémacées américaines par P. VAN ROYEN (1948, 1950, 1951, 1953, 1954) constitue une œuvre magistrale, profondément précieuse pour la compréhension et l'étude de ce groupe complexe. Ce remarquable travail nous a puissamment aidé dans la mise au point du présent article.

1. Comme le signale SPRAGUE (*Kew Bull.*, 1933, p. 46), le terme de Podostémacées est plus conforme aux règles de la nomenclature que celui de Podostémonacées, couramment utilisé pour cette famille. A l'origine, la famille avait été décrite par RICHARD sous le nom de *Podostemeæ;* le nom *Podostemaceæ* a été créé par LINDLEY en 1836, et celui de *Podostemonaceæ* paraît l'avoir été par ENGLER en 1897, à partir du mot *Podostemoneæ* employé par REICHENBACH (1828).

Sur l'initiative du Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris, plusieurs missions ont, depuis 1960, été effectuées en Guyane française. Des Podostémacées ont été récoltées en 1961 par nous-même (fleuve Maroni, rivières Tampoc, grand et petit Ouaqui, Itany, Marouini) et en 1962 par F. Hallé (rivière Mana).

J'exprime ma gratitude à M. le Pr A. Aubréville, pour les facilités que j'ai, comme toujours, trouvées en son laboratoire, au Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris. J'adresse tous mes remerciements à M. le Pr J. Lanjouw, Directeur du Muséum Botanique d'Utrecht, pour la très sympathique hospitalité qui m'a été accordée dans son laboratoire, où il m'a été possible de consulter les très riches collections des Podostémacées, conservées en herbier et en alcool. Je remercie très vivement Mlle A. M. W. Mennega, Conservatrice de l'herbier d'Utrecht, qui m'a très aimablement facilité ma tâche, — ainsi que MM. P. A. Florschütz et P. J. Maas, qui ont bien voulu me permettre d'examiner leurs récentes récoltes. Je veux, enfin, dire mon amicale gratitude à M. F. Hallé, qui a eu l'amabilité de me confier ses récoltes, — dont il est fait mention dans le présent travail.

REMARQUES PRÉLIMINAIRES

L'histoire de la connaissance taxinomique des Podostémacées semble pouvoir être divisée en deux phases bien distinctes. Au cours de la première se situent des prospections, qui aboutissent à la description de genres et d'espèces. Celles-ci étant encore peu nombreuses, et souvent, pour des raisons pratiques, connues d'une seule station, il était, à ce stade, difficile de mettre en vedette les caractères différentiels des espèces et des genres. Les diagnoses établies au cours de cette période, notamment par Tulasne (1849, 1852), restent cependant la base de la taxinomie de la famille.

Par la suite, les récoltes se sont amplifiées, le matériel d'étude est devenu plus abondant. Certains critères anciens se sont trouvés discutables ; c'est ainsi que les genres *Ligea* Poit. ex Tul. et *Œnone* Tul., déjà réunis par Tulasne en 1852, ont été mis en synonymie par Van Royen avec *Apinagia* Tul., — le critère des étamines en cercle complet ou plus ou moins latérales ne pouvant servir à leur distinction.

Plusieurs faits dominent la taxinomie des Podostémacées et impliquent à la fois des méthodes de travail différentes de celles de la systématique classique, et le caractère forcément provisoire de certaines conclusions :

1. La variabilité de la structure florale au sein d'un genre ou même d'une espèce : c'est ainsi que chez *Apinagia Richardiana* le nombre des étamines varie de 2 à 10 ; pour beaucoup d'espèces le nombre d'étamines ne peut être indiqué qu'approximativement, et la marge de variation peut chevaucher celle d'espèces affines.

2. La variabilité de l'appareil végétatif au sein d'une même espèce : on rattache à *A. Richardiana*, par exemple, des formes à tige plus ou moins

développée, parfois condensée de façon à donner un aspect presque thalloïde.

3. Le petit nombre de spécimens utilisables pour le travail taxinomique : bon nombre d'espèces sont signalées comme n'ayant été récoltées qu'une seule fois ; il est difficile, dans ces conditions, d'avoir, pour de telles espèces, une idée précise de leur marge de variation morphologique, — en fonction des conditions de milieu notamment ; il est possible que des révisions futures, basées sur un plus grand nombre d'échantillons, amènent à mettre en synonymie des espèces actuellement reconnues, mais entre lesquelles des récoltes ultérieures plus nombreuses permettront peut-être de constater une variation continue d'origine mésologique. L'idée classique suivant laquelle un endémisme très localisé est très fréquent chez les Podostémacées aura, de ce fait, sans doute à subir des amendements.

C'est dire tout l'intérêt que présentent, pour l'étude de cette famille, des récoltes aussi nombreuses que possible, accompagnées d'observations sur les conditions écologiques et les particularités individuelles (taille, morphologie, stade du développement) des spécimens récoltés.

Les aires indiquées dans le présent travail sont basées sur les spécimens connus : les récoltes étant souvent peu nombreuses, ces aires ne peuvent être mentionnées de façon exhaustive. Les spécimens mentionnés sont ou seront déposés au Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris.

LISTE DES ESPÈCES RÉCOLTÉES

TRISTICHA Du Petit-Thouars

T. trifaria (Bory et Willd.) Sprengel

— *T. hypnoides* (St. Hil.) Sprengel[1].

12 244: îlot granitique sur le Marouini (fl., fr., sept.)[2] : hors des rapides, sur dalles rocheuses subhorizontales, en peuplement dense. Lors de la récolte, ces dalles étaient recouvertes d'environ 1-2 cm d'eau, et les fleurs étaient affleurantes à l'air libre. Pédoncules roses chez la plante vivante. — *F. Hallé 629:* stérile, Gros Saut, sur la Mana (août). *F. Hallé 743:* en fleurs, Saut Ananas, sur la Mana (août).

Aire : Amérique (du Mexique à l'Argentine), Afrique, Madagascar, Inde.

1. Dans cette liste, qui ne prétend pas être une révision, seules sont indiquées les synonymies les plus importantes.
2. Les numéros indiqués sans autre spécification sont ceux de nos propres récoltes. Nous avons publié (1965, p. 314) une carte mentionnant les principaux cours d'eau, sauts et localités.

MOURERA Aubl.

M. fluviatilis Aubl.

11 394: sur le Maroni, entre Hermina Dorp et Loca Loca (fl.. août).

Très abondant dans tous les rapides du Maroni et de ses affluents, où il forme des peuplements denses sur les rochers. En floraison partout en août-début septembre. Les grandes inflorescences spiciformes roses se dressent au-dessus de l'eau, alors que les feuilles sont encore immergées. Quand l'émersion est totale, la plante, fructifiée, se dessèche rapidement.

Aire : Nord du Brésil, Guyane, Vénézuéla.

Vern. : mourerou (Galibi, *fide* AUBLET), sapi-sapi (créole de Guyane).

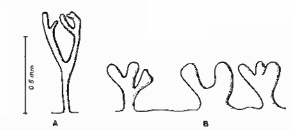


Fig. 1. — Indumentum papilleux de la face supérieure du limbe de **Mourera fluviatilis** : A, *Schnell 11394*; B, *Schnell 12105*.

Les inflorescences, dressées au centre d'un cercle de grandes feuilles, ont un géotropisme négatif. Inclinées expérimentalement, elles se redressent en quelques heures par une courbure géotropique. La face supérieure du limbe présente de fortes épines charnues, déjà signalées par AUBLET (qui les mentionnait erronément sur la face inférieure), et situées à l'aisselle des nervures (localisation qui évoque celle des « acarodomaties » de plantes de nombreuses familles et permettrait peut-être d'imaginer une interprétation morphologique de ces formations controversées, si, toutefois, la feuille des *Mourera* est homologue des feuilles des autres Dicotylédones). Ces « épines », qui portent elles-mêmes de petits appendices non vascularisés à aspect de microphylles, ont une structure homologue de celle des nervures du limbe : parenchyme général renfermant de petites « stèles » (dépourvues toutefois de trachéides) ; on peut donc considérer ces « épines » comme des éléments de la feuille, qui aurait ainsi une ramification tridimensionnelle, — la palmure n'affectant toutefois pas les ramifications développées dans la 3e dimension.

La très grande variabilité de *Mourera fluviatilis* a été signalée. La longueur de sa feuille peut varier de 8 cm à 2 mètres (*fide* VAN ROYEN, 1953, p. 11). WENT (1926, pl. phot. 1, 3) a figuré une feuille longue d'environ 1,50 m.

La forme de la feuille est, elle aussi, très variable, tantôt très laciniée,



Fig. 2. — **Mourera fluviatilis** dans un haut de rivière de Guyane. Les feuilles sont plus grandes et moins découpées que chez les spécimens des régions plus basses. Chez ce spécimen elles mesurent environ 50 cm de longueur. Constituant souvent des peuplements denses, *M. fluviatilis*, avec ses grands épis de fleurs roses, constitue un élément spectaculaire de la végétation des rapides.

au point que la région médiane du limbe est parfois étroite, tantôt à contour largement ové-lancéolé et à peine lacinié sur la marge.

Le nombre des étamines, variant de 14 à 40 avec un maximum de fréquence vers 22-32 (*fide* Went, 1910), est également remarquable. Il serait intéressant, — dans des travaux futurs, qui exigeraient un grand nombre de comptages, faits sur place, sur la plante fraîche, — de préciser le déterminisme de ces fluctuations. Nous citerons plus loin, dans les



Fig. 3. — **Mourera fluviatilis Aubl.** : Inflorescences émergeant au moment de la décrue.

remarques morphotaxinomiques de la conclusion, les comptages effectués sur cette espèce par Went, qui illustrent la variabilité du nombre des étamines, notamment en fonction de la place des fleurs dans l'inflorescence et de la taille des inflorescences.

La taille de la plante est susceptible de variations : nous avons vu de très petits spécimens, à hampe florale de 5-10 cm, et à nombre de fleurs très réduit, voire à fleur unique. Ces spécimens, épars et rares, reliés par des formes intermédiaires, paraissent dus à des conditions mésologiques différentes, et illustrent le rôle possible du milieu dans la forme des Podostémacées[1] : il ne saurait être question, en général, d'établir

1. On peut, *a priori*, imaginer bien des causes possibles à cette variabilité : rapidité de courant, profondeur de l'immersion (agissant sur la nature et l'intensité de la lumière à laquelle est soumise la plante au cours de son développement), caractère plus ou moins précoce de l'émersion, etc...

des subdivisions taxinomiques sur de seules variations quantitatives.

Il nous a cependant paru possible d'envisager une valeur taxinomique de certaines différences. Les spécimens recueillis dans la région du Marouini et du Ouaqui, près de la frontière brésilienne, se distinguent de ceux récoltés plus bas, non seulement par la forme de leur limbe, mais aussi par la nature de l'indumentum de sa face supérieure. Les feuilles sont généralement plus grandes, largement ovées, moins laciniées, avec



Fig. 4. — Spécimen nain de **Mourera** récolté sur un rocher du lit du Maroni (Guyane). Les fleurs roses sont isolées, contrairement à la structure normale de *M. fluviatilis*, chez lequel les fleurs sont groupées en épis (dont la valeur morphologique a été discutée par Went). Chez ce spécimen, la fleur est très semblable à celle de *M. fluviatilis*, mais avec un nombre d'étamines plus faible (une douzaine par fleur); la feuille, bien que n'ayant qu'un nombre de nervures très réduit, présente les caractères classiques de *M. fluviatilis* : indumentum de « poils » fourchus, appendices sur la face supérieure au niveau des bifurcations des nervures. Par ailleurs ce spécimen nain est unique, et se trouve sur des récifs peuplés de *M. fluviatilis*. Compte tenu, de plus, du fait qu'il existe des exemplaires de *M. fluviatilis* à épis pauciflores, constituant des formes de transition, nous pensons que notre spécimen ne saurait être considéré comme constituant un taxon nouveau, et qu'il convient de le placer dans l'espèce *M. fluviatilis*.

une nervure principale mieux individualisée par rapport aux latérales qu'elle ne l'est généralement dans l'espèce. L'indumentum papilleux de la face supérieure est constitué d'arbuscules plus denses, plus courts et plus épais, presque coralloïdes. Les nervures portent, sur leur face inférieure, des saillies irrégulières, cristées, à aspect de poils larges ou d'émergences, leur donnant un aspect rugueux, alors que les spécimens vivant dans le cours moyen des rivières ont un limbe entièrement glabre et lisse sur la face inférieure, même sur les nervures. Bien que les inflorescences



Fig. 5. — Feuille de **Marathrum capillaceum (Pulle)** Van Royen : La morphologie de ces feuilles, en disposition rayonnante autour de la souche, est en relation avec la vie de cette espèce dans des emplacements à courant moins rapide.

et les fleurs ne paraissent pas se distinguer de celles des autres *Mourera* que nous avions récoltés, ces caractères de l'appareil végétatif paraissent avoir une valeur taxinomique, et cette plante (*12 105:* Saut Macaque, dans les rapides du Grand Ouaqui (sept.) ; *12 255 bis* ; Grand Soula, dans les rapides du Marouini (sept.) nous semble bien représenter une variété distincte de *Mourera fluviatilis.*

Cette plante présente une écologie très semblable à celle de la forme usuelle, et vit comme elle dans des rapides à courant violent. Elle paraît cependant, du moins dans les régions que nous avons parcourues, être localisée dans les hauts de rivières, au niveau de seuils rocheux abrupts. Elle y forme des peuplements denses. Ses énormes feuilles (atteignant couramment 1 mètre et plus de longueur), rigides grâce à leur turgescence, résistent aux courants les plus violents.

MARATHRUM HB.

M. capillaceum (Pulle) van Royen

— *Lophogyne capillacea* Pulle.
— *M. nervosum* Engler.

11 832: Saut Macaque, sur la rivière Ouaqui (fl., fr., sept.). *11 928:* Rivière Grand Ouaqui (sept.) ; plante submergée stérile, *12 250:* Saut Grand Soula, sur le Marouini (fl., fr., sept.).

Aire : Vénézuéla, Surinam, Guyane Française.

Vit sur des dalles rocheuses subhorizontales, à l'abri des courants rapides.

Espèce remarquable par ses grandes feuilles rayonnant à partir de la base charnue, et très finement divisées (aspect de feuilles d'Ombellifères). Les fleurs, au moment où la plante n'est plus recouverte que de quelques centimètres d'eau, sortent de la souche charnue, au centre de la rosette de feuilles. Fleurs en touffe, à pédoncules blanc rosé, dressé; étamines à filets roses ; ovaire blanc rosé, oblong, étroit, à 6 côtes très marquées, surmonté par deux styles robustes prolongeant les nervures dorsales de chacune des valves.

OSERYA Tul. et Wedd.

O. perpusilla (Went) van Royen

— *Apinagia perpusilla* Went.

11 833: rivière Ouaqui (fl., fr., sept.). *12 233:* îlots rocheux à Pikin Tabiki, sur le Marouini (sept.). *12 243:* îlot granitique sur le Marouini (fl., fr., sept.). Sur dalle rocheuse subhorizontale, hors des rapides, en peuplement dense, côte à côte avec *Tristicha trifaria* ; hauteur de l'eau à ce moment : environ 1-2 cm. Pédoncules blancs chez la plante vivante.

Aire : Surinam, Guyane Française.

Très petite plante acaule, appliquée sur les rochers.

APINAGIA Tul. *em.* van Royen (incl. *Ligea* Poit. ex Tul., *Œnone* Tul.).

A. flexuosa (Tul.) van Royen

— *Ligea flexuosa* Tul.
— *Œnone flexuosa* (Tul.) Wedd.

11 839: rivière Grand Ouaqui, près de Saut Macaque (fl., fr., sept.). *11 954:* rivière Grand Ouaqui (fl., fr., sept.).

Sur le fond rocailleux de la rivière, les longues feuilles en lanières flottant dans le courant. Les tiges, longues, affleurant la surface, portent des touffes denses de fleurs, qui s'ouvrent à l'air libre.

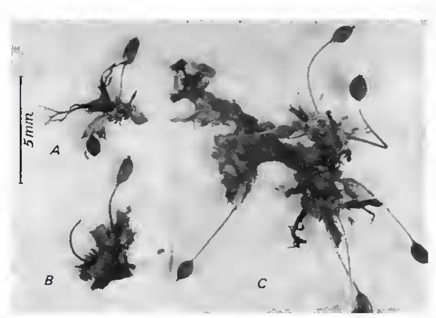


Fig. 6. — **Oserva perpusilla** (Wedd.) van Royen : A gauche, en haut **A** : l'une des fleurs, jeune, sort à peine de la spathelle. A droite : spécimen en fruits. L'échelle est en millimètres. L'échantillon **A** montre la structure de la feuille, et la différence entre l'ovaire de la fleur jeune, encore munie de son étamine, et le fruit, à côtes plus marquées. De telles différences, — de même que celles existant entre les fruits et les pédicelles fructifères des spécimens **A**, **B** et **C** pourtant récoltés côte à côte, — incitent à la prudence dans la description d'espèces nouvelles, surtout lorsque le petit nombre des spécimens ne permet pas d'avoir une idée suffisante de l'amplitude de variation des taxons.

Aire : Surinam, Guyane Française.

L'espèce est remarquable par sa tige bien individualisée par rapport aux feuilles.

A. longifolia (Tul.) van Royen

— *Œnone longifolia* Tul.
— *Ligea longifolia* (Tul.) Tul.

12 232: rivière Marouini, près de son confluent avec l'Itany (fl., fr., sept.). *12 307:* bas Marouini (sept.).

Tapisse les rochers des cascades, en peuplement dense, parfois subvertical, sur lequel coule une eau très rapide.

Feuilles longues, pennatilobées, à lobes assez étroits, à nervures bien marquées, issues d'une tige robuste, assez longue, peu ramifiée. Filets staminaux roses, ovaire pourpre (les couleurs disparaissent au séchage).

Aire : Surinam, Guyane Britannique, Guyane Française.



Fig. 7. — Peuplement d'**Apinagia longifolia** (Tul.) Van Royen dans une cascade.

L'espèce ressemble à *A. richardiana* mais s'en différencie par sa tige plus longue, plus individualisée, souvent non (ou peu) ramifiée, par ses étamines plus nombreuses (10-30) et par son écologie (cascades).

A. af. **marowynensis** (Went) van Royen
— *Œnone af. marowynensis* Went.

11 393: fleuve Maroni, entre Hermina Dorp et Loca Loca (fl., fr., août). Sur les rochers.

Feuilles à nombreuses touffes de filaments, assez longs, et à segments plus ou moins aigus, parfois disséqués au sommet. 6-7 étamines, de 3,5 mm. Ovaire de 2,5-3 mm.

La plante paraît, pour le moins, très proche d'*A. marowynensis*. Elle présente aussi des affinités avec *A. arminensis* et *A. digitata*, ces diverses espèces étant proches les unes des autres.



Fig. 8. — De gauche à droite : **Apinagia flexuosa** (Tul.) Van Royen : *Schnell 11954*, rivière Grand Ouaqui.
Apinagia Richardiana (Tul.) Warm.

A. secundiflora (Tul.) Pulle

— *Ligea secundiflora* Tul.
— *Neolacis secundiflora* (Tul.) Wedd.
— *Œnone secundiflora* (Tul.) Engl.

11 834: région de Saut Macaque (fl., fr., sept.). *12 182:* près du confluent du Tampoc et de l'Itany (fl., fr.). *12 188:* confluent de l'Itany et du Marouini (fl., fr., sept.).

Fleurs peu exsertes au moment de l'anthèse, — caractère qui paraît correspondre à un retard de la croissance du pédicelle par rapport au développement de la fleur. Lorsque, plus tard, l'ovaire est nettement exsert, les anthères sont généralement tombées. Étamines longues, dépassant nettement l'ovaire. En général 3 étamines. Feuilles dépourvues de touffes de filaments, ce qui différencie l'espèce d'*A. Richardiana.* Lobes foliaires non disséqués au sommet. La plante 12 182, bien qu'ayant 4 (et même parfois 5) étamines, paraît à rattacher à la même espèce.

A. Richardiana (Tul.) van Royen

— *Ligea Richardiana* Tul.
— *Œnone Richardiana* (Tul.) Warm.

Espèce très polymorphe, à aire vaste (Vénézuéla, Guyane, Brésil du Nord).

11 719: entre Maripasoula et Dégrad Roches, feuilles à filaments nombreux (fl. jeunes, sept.).

F. Hallé 742: Saut Grand Bacou, sur la Mana (août). Plante robuste, à feuilles de 4 cm sur 2,5 à 10 cm sur 6, à nervures bien marquées, profondément pennatilobées. 5-6 (-10) étamines. Ovaire de 3-4 mm. Les feuilles, munies de touffes de filaments, portent des nymphes de Simulidés. La forme foliaire et la robustesse de la plante rappellent *A. longifolia.* Le nombre d'étamines paraît cependant la rattacher à *A. Richardiana.*

Spécimens affines :

Un certain nombre de plantes récoltées paraissent très proches de *Richardiana*, et pourraient, — du moins certaines d'entre elles, — être rattachées à cette espèce si l'on admet pour celle-ci une grande amplitude de variation des caractères. Ce sont :

11 444: Gaa Caba, sur les rochers du lit du Maroni ; immergé sous 0,50 m d'eau et stérile ; paraît à rattacher à *Richardiana* en raison de sa morphologie foliaire : nervation pennée, lobes entiers, touffes de filaments. L'absence de fleurs ne permet pas de préciser avec certitude le rattachement à l'espèce *Richardiana.* Le limbe est d'un vert foncé, avec des lobes lavés de rose.

11 443: Gaa Caba, sur le Maroni (fl., fr., août) ; feuilles étroites, relativement petites, à touffes de filaments rares ; 2 étamines ; ovaire de

1,5 (— 2) mm. Diffère de 11 719 et des spécimens de *Richardiana* étudiés par MILDBRAED (1904, p. 22) par l'épaississement beaucoup moins marqué du collenchyme des stèles.

12 253: Monpésoula, sur le Marouini (fl., sept.) ; 9-10 étamines en cercle complet, ou presque complet, longues de 2 mm ; ovaire de

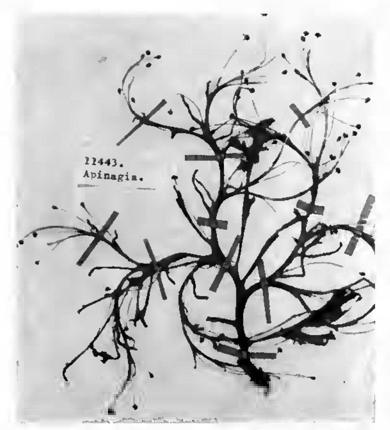


Fig. 9. — **Apinagia** sp. La plante est pour le moins très voisine d'*A. Richardiana.*

de 2,5 mm, vert lavé de rose à l'état vivant, sans côtes visibles au début, puis à 1 côte médiane, plus 2 courtes basales, sur chaque carpelle ; styles 0,5-0,8 mm.

12 014: rivière Petit Ouaqui (fl., sept.). Feuilles pennatilobées à bipennatilobées. 5-9 étamines, en cercle complet ou incomplet. Ovaire de 2 mm.

F. Hallé 708: Gros Saut, sur la Mana (août). Feuilles de 2 cm sur 1 à 7 sur 2,5 ; 5-6 étamines, en cercle incomplet. Ovaire de 2 mm.

F. Hallé 681: Saut Grand Bacou, sur la Mana (août). Cette plante se distingue des précédentes par ses feuilles (de 5 cm sur 3) à partie distale plus ou moins flabelliforme et à partie basale longuement effilée, à aspect de pétiole long de 2-2,5 cm. Sur certaines de ces leuilles les nervures sont peu individualisées, constituées par un ensemble de très fines nervures

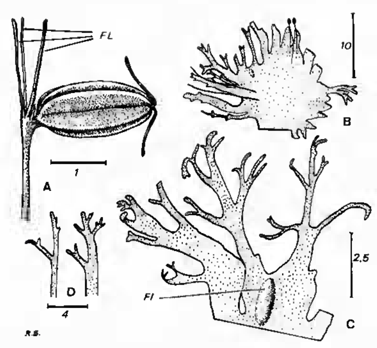


Fig. 10. — **Apinagia divertens** Went : **A**, jeune fruit, oblique par rapport au pédoncule; les filets staminaux (FL) el les styles ne sont pas encore tombés; **B** et **C**, fragments du corps thalloïde de la plante; **D**, extrémités de feuilles. **FI** : fleur encore incluse dans la plante, avant l'émersion.

parallèles. Pourtant, sur les mêmes spécimens existent des feuilles à nervures bien marquées, et des feuilles pennatilobées semblables à celles des plantes précédentes. Feuille de 5 cm sur 3 environ. 5-6 étamines ; ovaire de 3 mm.

A. guyanensis (Pulle) van Royen

— *Œnone guyanensis* Pulle.

F. Hallé 705: Gros Saut, sur la Mana (fl., août).

Plante de 20-30 cm, à feuilles de 20-30 cm, issues d'une base charnue. Pas de tige développée. Feuilles composées pennées, à pennes plusieurs fois bifurquées, à lobes linéaires étroits, longs de 3-10 mm.

Aire : Surinam, Guyane Française.

A. divertens Went

F. Hallé 746: Saut Ananas, sur la Mana (fl., fr., sept.).

Petite plante acaule, large de 3-4 cm, à feuilles plusieurs fois fourchues, à segments linéaires, voire filiformes.

Espèce très reconnaissable à ses fleurs portées par un pédicelle, à 3 étamines, à ovaire porté par un court gynophore et plus ou moins réfléchi vers le bas à maturité. Ovaire ellipsoïde, un peu comprimé, à 6 côtes. Capsule de 1,5 mm, réfléchi, à 6 côtes bien marquées.

L'espèce, jusqu'à présent, n'était signalée que du Surinam, et n'avait été récoltée qu'une seule fois (Versteeg 908).

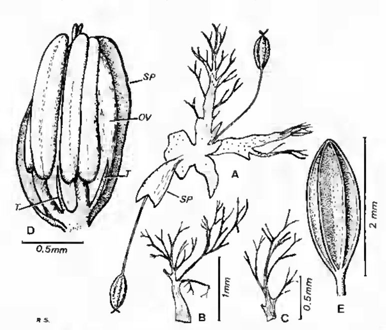


Fig. 11. — **Apinagia itanensis** sp. nov : **A,** fragment de la plante, avec fruits; **B** et **C,** feuilles; **D,** jeune fleur incluse dans sa spathelle; **E,** fruit. SP : spathelle. T : tépales. OV : ovaire. Les pièces couramment désignées sous le nom de « tépales » chez les Podostémacées ont été fréquemment interprétées comme des staminodes; c'est notamment ce dernier terme qui avait été employé par Tulasne; la terminologie que nous employons ici ne préjuge pas de leur valeur morphologique réelle.

A. itanensis R. Schnell, *sp. nov.*

Herba pusilla, acaulis, foliis 5-10 mm longis, basi integris, apice longe in segmentis linearibus ramosis dissectis, spathella 3-6 mm longa, pedicello 5-15 mm, staminibus duobus, filamentis 1,5 mm, antheris 0,7-1,5 mm, *extrorsis,* ovario ellipsoideo, 1,5-1,8 mm longo, basi sæpe inæquale, 6-costato, stylis 0,6 mm, caducis, fructu ellipsoideo, ovarium æquante, 1,5-2 mm longo, 6-costato.

Type : *12 186*, près du confluent de l'Itany et du Marouini, sept. (Herbier Schnell, ABT, sera déposé au Muséum de Paris).

Petite plante acaule, appliquée sur le rocher, feuilles comportant une partie basale entière et une partie distale divisée en segments filiformes ramifiés, plus ou moins fourchus. 3 tépales linéaires aigus, de 0,5-1 mm, 2 étamines extrorses, à filet assez long (1,5 mm). Ovaire d'un brun gris, ellipsoïde, souvent obliquement inégal à la base, long de 1,5-2 mm, possédant à l'état adulte 6 côtes bien marquées (3 côtes par carpelle), plus une côte suturale peu sensible. Fruit semblable à l'ovaire.

L'espèce appartient à la section *Wentia* van Royen, et paraît très proche d'*A. penicillata* (van Royen) van Royen. Elle en diffère par la taille nettement plus petite de ses feuilles (qui atteignent jusqu'à 7,5 cm chez *penicillata*), de ses étamines et de son ovaire. *A. penicillata* n'étant connue que d'une station (*Maguire 24 927*, Surinam), nous ne pouvons évaluer l'amplitude de variation de ses caractères. Peut-être, par la suite, sera-t-on amené à voir dans notre plante un spécimen petit de cette espèce, en relation avec des conditions mésologiques particulières.

La plante a été recueillie sur des dalles rocheuses subhorizontales, en dehors des sauts à courant rapide.

REMARQUES BIOLOGIQUES

MULTIPLICATION ET DISPERSION DES PODOSTÉMACÉES.

L'existence, maintes fois constatée, d'une même espèce de Podostémacées dans des rivières différentes, voire de bassins hydrographiques différents, illustre leurs possibilités de dissémination, — vraisemblablement par des oiseaux.

On peut émettre l'hypothèse que la présence de *Tristicha trifaria* à la fois en Amérique, en Afrique et à Madagascar, est le résultat d'un tel transport. L'éventualité d'une très haute ancienneté de cette espèce, expliquant son aire très vaste, ne doit cependant pas être écartée *a priori*.

Les différences profondes qui séparent les Podostémacées du Nouveau Monde et de l'Ancien paraissent indiquer que leur mise en place est ancienne, et que les transports par les oiseaux migrateurs ne sont qu'un processus exceptionnel sur de grandes distances.

Le problème du maintien d'une espèce dans une station peut être posé. Les Podostémacées sont en effet, — au moins dans les conditions naturelles de crue et de décrue, — des plantes annuelles. La rapidité du courant, particulièrement lorsqu'il s'agit d'espèces des cascades, pose le problème de l'implantation des plantules. Les observations faites, depuis Warming, sur les jeunes plantules des Podostémacées, ont montré que, dès un stade très précoce, celles-ci émettent de longs filaments fixateurs,

qui ont pu être comparés à des rhizoïdes[1] et paraissent issus de l'hypocotyle. La présence de ces organes, nés très tôt, facilite, conjointement avec la très grande abondance des graines, le maintien de l'espèce dans ses stations. De plus le tégument de la graine a des propriétés adhésives. La germination se fait d'ailleurs assez souvent dans les capsules même, ce qui assure également une bonne fixation des plantules sur les pédicelles séchés de l'année précédente ; le fait a déjà été signalé (cf. CHODAT, 1917, p. 238), et nous l'avons nous-même observé sur des spécimens d'*Apinagia* récoltés en Surinam par M. P. J. MAAS lors de la montée des eaux.

LES PODOSTÉMACÉES DANS LES BIOCŒNOSES AQUATIQUES.

Particulièrement en Amérique tropicale, où elles sont remarquables par leurs dimensions souvent grandes et par l'abondance de leurs individus, — au point de constituer de véritables peuplements, — les Podostémacées jouent un rôle sans aucune doute non négligeable dans les chaînes biologiques.

Consommées par certains Poissons, elles constituent une source certainement appréciable de matière organique, ultérieurement réutilisée par les espèces carbivores.

Desséchées lors de l'émersion, elles fournissent de plus par décomposition une source de matière organique, lessivée par la suite par les cours d'eau.

La faune abritée par les Podostémacées gagnerait de son côté à être étudiée. A. LUTZ avait déjà signalé que les Simulidés déposent leurs œufs sur certaines plantes aquatiques, et HOEHNE (1948) avait émis l'hypothèse qu'il s'agissait de Podostémacées. Les nymphes de Simulidés que nous avons pu observer sur les feuilles immergées d'*Apinagia Richardiana*, de provenance variée, confirment cette hypothèse[2].

REMARQUES MORPHOLOGIQUES

La morphologie très aberrante des Podostémacées, difficile à relier de façon certaine à celle de l'ensemble des Angiospermes, a été maintes fois discutée, notamment sous l'angle de leurs affinités taxinomiques. La majorité des auteurs actuels admet que cette famille se rattache, plus ou moins étroitement, aux Rosales, — ce qui impliquerait que ses structures très particulières sont le fait d'une « adaptation ». Inverse-

1. « ... Haare, welche wie Rhizoiden zur Anheftung dienen » (ENGLER, 1930, p. 11). CHODAT (La végétation du Paraguay, 1917, p. 238), à propos de la plantule, parle de « haptères primaires ». VELENOVSKY (1907, p. 391) emploie le terme de rhizoïdes pour certains organes fixateurs des Podostémacées. Ce terme de « rhizoïdes » a été également utilisé par WENT (1910, p. 36 ; 1926, p. 55, ...).

2. Nous remercions très vivement M. A. VILLIERS, du Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris, qui a bien voulu examiner les insectes récoltés sur nos Podostémacées.

ment l'idée a pu être envisagée, notamment par Weddell, que les Podostémacées pourraient être au contraire des relictes d'une flore ancienne, peut-être très différente de l'actuelle.

C'est particulièrement au niveau de certaines structures que se pose la question du caractère archaïque ou au contraire dérivé des Podostémacées : disposition d'apparence centrique des stèles, trachéides, fréquence des bifurcations d'aspect « dichotome » chez les feuilles, notamment dans leur portion distale, et dans l'androcée de certains genres. Nous avons discuté (1967, p. 203-206 et 209-211) les interprétations possibles de ces structures. Si les caractères de l'appareil conducteur évoquent ceux de groupes archaïques et pourraient suggérer l'idée d'une rémanence ancienne, rien ne prouve par contre qu'ils ne sont pas dérivés de structures anatomiques répandues chez les Angiospermes, comme cela a été admis par bon nombre d'auteurs pour d'autres plantes aquatiques. De façon comparable, comme nous l'avons souligné (1967), les structures d'apparence dichotome, si elles rappellent certaines structures généralement considérées comme primitives[1], ne pourraient sans extrapolation hasardeuse être homologuées de façon ferme à celles-ci ; l'existence de telles structures dans des groupes considérés comme évolués, tels que certaines plantes aquatiques (*Utricularia*, *Bidens*), paraît en effet plaider pour le caractère dérivé et non pas archaïque de ces dispositions, pour lesquelles W. Troll (1938, p. 1644 et sq., 2348-2349) a préféré employer le terme de « pseudo-dichotomies ». Les observations ontogéniques de Schaeppi (*Planta*, 1935, **24**) ont effectivement amené à l'idée d'un tel caractère dérivé de ces structures chez certaines plantes aquatiques. De façon comparable, certaines feuilles plus ou moins suborbiculaires (certains *Begonia*, *Gunnera*) possèdent des nervures qui, à certains niveaux tout au moins, se ramifient de façon égale ; cette égalité des ramifications traduit une perte de la dominance habituelle de la nervure « principale » par rapport à ses nervures « secondaires », — fait que l'on retrouve, chez ces plantes, à l'échelle de la feuille entière, caractérisée par l'absence de la dominance d'une nervure principale. Le contexte taxinomique et morphologique de telles structures permet de penser que ces bifurcations sont dérivées de structures pennées. En ce qui concerne les Podostémacées mentionnées dans le présent travail, on peut citer le cas de *Mourera fluviatilis*, dont Tulasne (1952, p. 63) décrivait les nervures comme ramifiées dichotomiquement dans leur région basale ; effectivement leurs ramifications sont égales, aboutissant à un aspect bifurqué (cf. pl. 2, phot. 2 de notre article de 1967), bien que ces nervures secondaires puissent être en disposition pennée sur la nervure principale ; quelle que soit l'origine précise de cette disposition, il est manifeste que les corrélations intra-laminaires de la feuille de *Mourera fluviatilis*, même lorsque leur nervure principale est bien développée, paraissent très différentes de ce qu'elles sont chez la majorité des feuilles des Angiospermes.

1. Cf. van der Hammen, 1948.

Suivant une interprétation déjà proposée par BAILLON (1886) et par TAYLOR, le « tépale » situé à la bifurcation des andropodes bistaminés qui existent chez d'assez nombreuses Podostémacées, serait en fait un staminode, homologue de l'une des 3 étamines qui existent sur l'andropode d'autres espèces. Ainsi la structure d'apparence « dichotome » présentée par l'androcée de certaines Podostémacées serait issue d'une structure trifide paraissant primitive (cf. fig. 23, p. 207, de notre article de 1967). De façon comparable, les « épines » de *Mourera fluvialilis*, insérées au niveau des bifurcations des nervures, plaident pour l'idée suivant laquelle des dispositions d'aspect « dichotome » pourraient dériver phylogénétiquement de systèmes ramifiés où leurs branches auraient eu à l'origine la valeur de rameaux latéraux.

Les structures bifurquées des feuilles de certains hydrophytes ne paraissent pas liées au seul facteur aquatique, bien que l'expérimentation ait montré le rôle de l'immersion dans leur développement, chez certaines Renoncules aquatiques ; elles n'existent pas chez certaines plantes submergées, telles que les *Myriophyllum*, pourtant eux aussi à feuilles réduites à des segments étroits. Elles semblent bien témoigner d'une tendance à signification phylogénique, qui est représentée chez diverses Angiospermes primitives (*Ranunculus*, *Cabomba*, *Ceratophyllum*) mais peut aussi exister dans d'autres groupes, considérés comme plus évolués[1].

Ainsi, comme nous l'avions souligné (1967, p. 209), l'anatomie des stèles et la morphologie foliaire ne sauraient à elles seules fournir d'arguments décisifs en faveur d'un caractère archaïque ou évolué des Podostémacées. Par contre, la biogéographie de la famille, — avec une aire très vaste (où les transports à grande distance ne paraissent pas avoir pu intervenir) et des taxons très différenciés dans l'Ancien Monde et le Nouveau[2] — semble bien constituer un argument de valeur en faveur de l'ancienneté de cette famille, — dont la mise en place se serait faite lors de l'extension des flores angiospermiques, au Crétacé, si ce n'est plus tôt encore, ce qui implique que ses structures très aberrantes étaient sans doute déjà réalisées à cette époque ancienne.

1. La valeur phylogénique des structures foliaires à segments linéaires en disposition ternée, puis pseudo-dichotome dans les ramifications ultimes, trouve un argument dans le fait que celles-ci se rencontrent, chez les Ranales, non seulement dans des formes aquatiques (*Ranunculus*) mais aussi dans des formes terrestres; c'est le cas de *Paeonia tenuifolia* L., plante terrestre à feuilles à segments très étroits, en disposition ternée, devenant, dans les régions périphériques, sub-pseudodichotomique voire franchement pseudodichotomique, — structure qui rappelle celle des *Ranunculus* aquatiques et des *Cabomba*. L'existence d'une telle structure chez une plante terrestre ne nous paraît nullement en contradiction avec le fait que, chez certains *Ranunculus* aquatiques, cette disposition est induite par le milieu aquatique : il est très certain que des causes diverses peuvent provoquer l'instauration de corrélations morphogènes permettant l'explicitation de tendances innées à valeur phylogénique.

2. Des directions évolutives différentes ont été réalisées par la famille dans ces deux territoires ; on peut particulièrement citer à cet égard la fréquence des « thalles » à valeur de racines (« racines thalloïdes » au sens de GOEBEL) dans l'Ancien Monde, alors que dans le Nouveau on constate en général une évolution vers des « feuilles » développées.

REMARQUES MORPHO-TAXINOMIQUES

L'hétérogénéité structurale des Podostémacées est un fait bien connu ; rappelons notamment :

l'existence de groupes à microphylles (*Tristicha*) et de groupes à feuilles plus ou moins grandes,

l'importance plus ou moins considérable de la racine dans l'appareil végétatif, — le terme extrême étant constitué par certains genres de l'Ancien Monde à racine thalloïde,

la variabilité de l'inflorescence,

la variabilité de la fleur (de 1 étamine à plusieurs dizaines ; présence ou plus généralement absence d'un périanthe développé).

Par contre la biologie des espèces (en relation directe avec le régime des crues), l'existence d'organes de fixation particuliers (haptères), la présence de concrétions siliceuses, la structure anatomique, l'ovaire supère presque toujours bicarpellé, l'abondance des ovules et leur placentation, sont autant de caractères qui donnent à la famille son unité.

Les appendices des épines charnues du limbe des *Mourera*, par leur structure, rappellent les microphylles des *Tristicha*, et pourraient peut-être illustrer les relations morphologiques entre les groupes à microphylles et les groupes à feuilles : une telle homologie impliquerait celle des tiges des *Tristicha* avec ces appendices, c'est-à-dire avec des éléments foliaires. Cette interprétation amènerait à voir dans la feuille des *Mourera* l'équivalent d'un ensemble de rameaux de type *Tristicha* ayant subi une palmure.

L'un des éléments les plus spectaculaires du polymorphisme des Podostémacées est constitué par la variabilité du nombre des étamines, non seulement d'un genre à l'autre, mais aussi entre espèces, et même au sein d'une espèce.

La variabilité intraspécifique du nombre des étamines (et des tépales) a été soulignée par de nombreux auteurs, et notamment par WENT, qui a publié à ce propos des statistiques très démonstratives. WENT (1910) a supposé l'origine de cette variabilité individuelle dans les conditions de vie de la plante ; les chiffres qu'il cite à propos d'*Apinagia Richardiana* paraissent plaider pour une telle interprétation : les spécimens les plus robustes de cette espèce possèdent des fleurs à nombre d'étamines plus élevé que les spécimens plus petits. Les individus de petite taille de la même espèce, récoltés par BECCARI et cités par VAN ROYEN (1954, p. 378), ne possèdent que 2 étamines, ce qui vient à l'appui des conclusions précédentes. L'éventualité de taxons infra-spécifiques, plus ou moins robustes et à étamines plus ou moins nombreuses ne doit cependant pas être rejetée *a priori*.

Chez *Mourera fluviatilis*, les chiffres cités par WENT l'amènent à conclure que ce sont les inflorescences les plus robustes (à nombre de fleurs plus élevé) qui possèdent les fleurs à étamines les plus nombreuses, — fait qu'il croit pouvoir attribuer à une nutrition plus active.

D'autres causes régissent cette variabilité. WENT (1910, p. 60), se basant sur ses comptages, a montré que, chez *Mourera fluviatilis*, le nombre des étamines décroît du sommet à la base de l'inflorescence. Il y a donc là un gradient qui pourrait être rapproché d'autres gradients connus chez les plantes supérieures.

Nous avons recueilli, sur les rochers du fleuve Maroni (près des « Abattis Cottica »), un *Mourera* de très petite taille (hauteur de la plante : 5 cm) et possédant des fleurs isolées, par ailleurs semblables à celles de *M. fluviatilis*, mais n'ayant qu'une douzaine d'étamines ; chaque fleur avait à sa base une spathelle comparable à celle qui existe dans la plupart des genres de Podostémacées (fig. 4). C'est le seul spécimen de cette forme naine que nous ayons rencontré ; il se trouvait sur des récifs où vivaient de nombreux *M. fluviatilis*. Nous pensons qu'il s'agit là d'une variation individuelle, et non d'un taxon particulier. Ce fait paraît à rapprocher de ceux que l'on peut observer chez des plantes de familles variées, où le nombre de fleurs par inflorescence peut varier considérablement ; chez un *Cyanotis* (*C. lanata*) d'Afrique occidentale, l'inflorescence peut se réduire à une seule fleur sur des substrats défavorables (observation faite dans le Fouta-Djallon).

Si nous envisageons la variabilité interspécifique, nous trouvons des faits parallèles aux précédents ; de façon générale, les espèces de petite taille possèdent un nombre d'étamines plus faible que les espèces de grande taille. *Mourera fluviatilis*, dont les feuilles atteignent souvent 1 mètre et plus, possède couramment environ 30-35 étamines (chiffres cités par VAN ROYEN, 1953, p. 11) ; le nombre d'étamines est plus faible (5-10) chez les espèces plus petites (*M. Glazioviana* Warm., *M. aspera* Tul., *M. alcicornis* v. Roy.) ; *M. Schwackeana* Warm., espèce relativement petite (feuilles de 5-10 cm) fait cependant exception, avec 20-25 étamines. Dans le genre *Apinagia*, les espèces de petite taille (telles que *A. pusilla* Tul., *A. Spruceana* (Wedd.) Engl., *A. parvifolia* v. Roy., *A. minor* v. Roy., *A. divertens* Went, *A. Pilgeri* Mildbr., ...) ont généralement des étamines moins nombreuses (1-4) que les espèces de grande taille : *A. longifolia* (Tul.) v. Roy., *A. multibranchiata* (Matth.) v. Roy., *A. Staheliana* (Went) v. Roy., *A. Treslingiana* (Went) v. Roy., etc... où le nombre d'étamines est de l'ordre de 8 à 30. Il existe cependant des exceptions : c'est ainsi qu'*A. Riedelii* (Bong.) Tul., dont les tiges atteignent 40 cm et les feuilles 25 cm, ne possède que 2 à 3 étamines. Le genre *Oserya*, qui comporte des espèces de très petite taille, ne possède qu'une étamine. Si le nombre des étamines est, dans de très nombreux cas, en relation avec les dimensions de l'appareil végétatif, cette relation n'a cependant pas un caractère absolu.

Il est remarquable de noter qu'il existe, dans le genre *Apinagia*, des espèces qui, bien reconnaissables les unes des autres lorsqu'elles sont typiques, présentent une amplitude de variation suffisante pour que certaines formes de l'une soient très semblables à certaines formes d'une autre. C'est ainsi que VAN ROYEN (1954, p. 378) écrit à juste titre, à propos d'*A. Richardiana* : « ...forms ressembling *A. Staheliana*, *A.*

longifolia and *A. multibranchiata* sometimes occur, albeit rarely ». Particulièrement, c'est surtout par des caractères quantitatifs que se distinguent *A. Richardiana* et *A. longifolia*: nombre d'étamines (respectivement 2-10 à 10-30), taille, mode de ramification de la tige (souvent non ramifiée chez le second), entre-nœuds (ailés chez *longifolia*, mais souvent légèrement ailés chez *Richardiana*), découpure du limbe. Il paraît, dans ces conditions, difficile de donner une valeur définitive aux limites taxinomiques qui ont pu être établies sur la base d'un matériel d'herbier. Une culture expérimentale (dont on imagine les énormes difficultés pratiques), dans des conditions variées, serait seule susceptible de mettre en lumière l'amplitude de variation des espèces, et de permettre des conclusions taxinomiques définitives.

Bibliographie

Aublet F. — Histoire des Plantes de la Guiane Française **1** : 582 (1775).

Baillon H. — Remarques sur l'organisation et les affinités des Podostémonacées. Bull. Soc. Linn. Paris : 644-648 (1886).

— Histoire des plantes **9** : 256-273 (1888).

Engler A. — *Podostemonaceæ* in Engl. et Pr., Nat Pfl. **18** A : 1-68 (1930).

Hammen L. van der. — Traces of ancient dichotomies in Angiosperms. Blumea **6** : 290-301 (1948).

Hoehne F. C. — Plantas aquaticas. Inst. Bot. São Paulo, ser. D (1948).

Lemée A. — Flore de la Guyane Française **2** : 7-13 (1952).

Pulle A. A. — An enumeration of the vascular plants of Suriname : 193-194, fig. 6-9 (1906).

— Neue Beiträge zur Flora Surinames, II, Rec. Trav. Bot. Neerl. **6** : 16-17 (1909) ; III, Ibid. **9** : 139 (1912).

— Zakflora voor Suriname (1911).

Royen P. van — *Podostemaceæ* : Bassett Maguire Plant explorations in Guiana. Bull. Torrey Bot. Cl. **75**, 4 : 382-383 (1948).

— *Podostemonaceæ*. Ann. Miss. Bot. Garden **37**, 2 : 124-137, fig. 54-61 (1950).

— The *Podostemaceæ* of the New World, I, Meded. Bot. Mus. Utrecht **107** : 1-154 (1951) ; II, Ibid. **115** : 1-21 (1953), et Acta Bot. Neerl. **2**, 1, (1953) ; III, Ibid. **119** : 215-263 (1954), et Acta Bot. Neerl. **3**, 2 (1954).

— Notes on N. Beccari's *Podostemaceæ* from British Guyana, Webbia **9**, 2 : 369-386, 8 fig., 9 pl. phot. (1954).

Schnell (R.). — Aperçu préliminaire sur la phytogéographie de la Guyane. Adansonia, ser. 2, **5**, 3 : 309-355 (1965).

— Études sur l'anatomie et la morphologie des Podostémacées. Candollea **22**, 2 : 157-225 (1967).

— et Cusset G. — Remarques sur la structure des plantules des Podostémacées. Adansonia, ser. 2, **3**, 3 : 358-369 (1963).

— Cusset G., Vroumsia Tchinaye et Tô Ngoc Anh. — Contribution à l'étude des « acarodomaties ». La question des aisselles de nervures. Rev. Gén. Bot. **75** : 5-64 (1968).

Tulasne L. R. — Podostemacearum Synopsis Monographica. Ann. Sc. Nat., ser. 3, **11** : 87-114 (1849).

— Monographia Podostemacearum, Arch. Mus. Hist. Nat. **6** : 1-208, pl. 1-13 (1852).

Went F. A. F. C. — Untersuchungen über Podostemaceen. Verhandl. Konink. Akad. Amsterd. **16**, 1 : 1-88 (1910) ; **17**, 2 : 1-19 (1912) ; **25**, 1 : 1-59 (1926).